

ESTUDIO ANATÓMICO DE *SWALLENIA* (POACEAE: ERAGROSTIDEAE:
MONANTHOCHLOINAE), UN GÉNERO MONOTÍPICO
DE NORTE AMÉRICA

MARICELA GÓMEZ-SÁNCHEZ

Licenciatura en Biología, Universidad Autónoma de Querétaro, Cerro de las
Campanas s.n., 76010 Querétaro, Qro, México

PATRICIA DÁVILA-ARANDA

Unidad de Biotecnología y Prototipos, Escuela Nacional de Estudios Profesionales,
Universidad Nacional Autónoma de México, Ave. de los Barrios s.n., Los Reyes,
Iztacala, Tlalnepantla, 54090 Edo. de México, México

JESÚS VALDÉS-REYNA

Departamento de Botánica, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro,
Buenavista, Saltillo 25315 Coahuila, México

RESUMEN

Swallenia Soderstr. & H. F. Decker es un género endémico de California, Estados Unidos de América, extremadamente raro, tiene afinidades taxonómicas inciertas y se encuentra en peligro de extinción. Se presentan observaciones de morfología, anatomía foliar y micromorfología de la lema. Muestra una estructura "Cloridoide", anatomía Kranz tipo PCK o PEP-ck y subtipo X_3MS+ . La lámina foliar, vista en sección transversal, es nodular debido a que ambas superficies, abaxial y adaxial, tienen surcos profundos. El clorénquima es continuo entre haces vasculares contiguos. Las células de parénquima incoloro, comunes en la subtribu Monanthochloinae, están ausentes. La vaina externa del haz es redonda. La epidermis, en vista superficial, carece de papilas y los estomas están confinados a los surcos y están cubiertos por aguijones y una célula "papiliforme" intercostal. Las células cortas costales se distribuyen en largas hileras de hasta 15 células o más. Los caracteres observados en la lema tienen correlación con los de la lámina foliar, sin embargo, no muestran un patrón definido. Se describe su hábitat y se hacen algunas consideraciones adaptativas. Las características anatómicas no apoyan la ubicación del género *Swallenia* en la subtribu Monanthochloinae.

ABSTRACT

Swallenia Soderstr. & H. F. Decker is a rare genus, with uncertain taxonomic affinities, endemic to California, USA and endangered. Morphology, leaf blade anatomy and lemma micromorphology are presented. It shows a "Chloridoid" structure, Kranz anatomy PCK or PEP-ck type and X_3MS+ subtype. The leaf blade, as viewed in transverse section, is nodular because abaxial and adaxial surfaces have deep grooves. Chlorenchyma is continuous between adjacent vascular bundles. Colourless parenchyma cells, that are common in the Monanthochloinae subtribe, are absent. Outer bundle sheath is round. In the epidermis, as seen in surface view, papillae are absent and stomata occur in the grooves and are obscured by prickles and an intercostal "papilliform" cell. Costal short cells are arranged in rows to 15 cells or more. Lemma micromorphology characters are correlated to those of the leaf blade, but they do not show a characteristic pattern. Habitat and adaptative considerations are described. The anatomical characters do not support the placement of *Swallenia* genus as belonging to Monanthochloinae subtribe.

Swallenia Soderstr. & H. F. Decker, con su única especie (*S. Alexandrae* (Swallen) Soderstr. & H. F. Decker) es una planta rizomatosa, perenne; con la lígula en una línea de pelos; inflorescencia una panícula contraída y escasa; glumas casi tan largas como la espiguilla, membranosas, 7–11 nervios; lemas 5–7 nervios, villosas en los márgenes, mucronadas, pálea villosa en el margen.

Swallenia fue colectado por Annie M. Alexander y Louise Kellogg en Mayo de 1949 en la localidad del Valle de Eureka, Condado de Inyo en California. Swallen (1950) reconoció algunos rasgos únicos y lo describió como *Ectosperma*, un género monotípico. El nombre genérico se invalidó porque

ya se había usado, en 1903, para un género algal. Más tarde, Soderstrom y Decker (1963) lo renombraron en honor a Jason R. Swallen (1903–1991), distinguido agrostólogo americano que contribuyó de manera destacada al conocimiento de las gramineas del Nuevo Mundo, y designaron como especie tipo a *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. y H. F. Decker.

Swallen (1950) consideró este género como miembro de la tribu Festuceae pero con base en características (glumas tan largas como las espiguillas) afines a la tribu Aveneae. Pilger (1954) también lo ubicó en la tribu Festuceae junto con los géneros *Melica* L., *Schizachne* Hack., *Lycochloa*

Samuels, *Vaseyochloa* Hitchc., *Anthochloa* Nees y Meyen, *Neostapfia* Davy y *Ramosia* Merr. No obstante, con base en caracteres morfológicos y aquellos anatómicos generados por Metcalfe (1960), Stebbins y Crampton (1961) lo incluyeron en la tribu Monanthochloinae (=Aeluropodineae) al lado de géneros como *Aeluropus* Trin., *Distichlis* Raf., *Monanthochloë* Engelm., *Jouvea* Fourn. y *Vaseyochloa*. Gould y Shaw (1983) reconocieron la tribu Aeluropodeae e incluyeron los géneros *Distichlis*, *Allolepis* Soderstr. y H. F. Decker, *Monanthochloë* y *Swallenia*. Diversos autores como Clayton y Renvoize (1986), Peterson et al. (1995, 1997) y Watson y Dallwitz (1992) reconocen a *Swallenia alexandrae* como integrante de la subtribu Monanthochloinae y tribu Eragrostideae. Peterson et al. (1995) proponen una clasificación tribal para las Eragrostídeas del nuevo Mundo y reconocen la subtribu Monanthochloinae con seis géneros americanos (*Distichlis*, *Jouvea*, *Allolepis*, *Monanthochloë*, *Reederchloa* y *Swallenia*) excepto *Aeluropus* que se distribuye en el Viejo Mundo.

Observaciones previas de la anatomía foliar de *Swallenia* (Gómez y Koch, 1993) y micromorfología de la lema de Monanthochloinae (Gómez 1998) revelaron ciertas características notables y únicas. Estas características anatómicas, sus afinidades taxonómicas inciertas y su distribución restringida combinadas con el pobre conocimiento acerca de su hábitat, morfología, micromorfología de lema, etc., hacen de *Swallenia* un género importante y merecedor de un estudio exhaustivo y detallado. Este género esta pobremente representado en los herbarios y, hasta ahora, se conocen solamente los ejemplares tipo. Las primeras colectas datan de los años 50's y el género se estableció en 1963. No se registran más colectas sino hasta el 22 de Mayo de 1976 y posteriormente hasta el 30 de Marzo de 1986. Esta última es una fotografía de la planta en su medio natural y está depositada en la colección del Herbario de la Universidad de California (UC). El objetivo de este trabajo es proveer información amplia y detallada que servirá para entender las afinidades taxonómicas del género y posteriormente evaluar sus relaciones filogenéticas.

MATERIALES Y METODOS

Se revisaron 23 especímenes provenientes de los herbarios CAS, RSA, UC y US (Cuadro 1), acrómicos según Holmgren et al. (1990). Para la anatomía foliar se consideraron láminas basales y de su parte media se tomó un fragmento de 1 cm. Para las observaciones con microscopía óptica, se hicieron preparaciones anatómicas de la epidermis abaxial en vista superficial y la estructura interna vista en sección transversal siguiendo las técnicas de raspado directo y secciones manuales de Metcalfe (1960) y Gómez y Koch (1998). El montaje se hizo en jalea glicerínada, sin tinción. Para las observaciones al microscopio electrónico de barrido

CUADRO 1. COLECTORES Y COLECCIONES DONDE ESTÁN DEPOSITADOS LOS ESPECÍMENES EXAMINADOS.

Swallenia alexandrae (Swallen) Soderstr. y H. F. Decker
Annetta carter 2784, 8.Jun.1950, topotipo (RSA, UC, US).
 Annie M. Alexander y Louise Kellogg 5655, 24.May.1949, isotipo (UC).
 Christopher Davidson 4015, 22.May.1976 (RSA).
 Douglas Powell s.n., 21.Abr.1952, topotipo (UC, US).
 D. E. Anderson. 2406, 6.Abr.1963 (UC).
 D. W. Taylor s.n., 17.Nov.1979 (UC).
 Jack L. Reveal y Arlene H. Reveal 37, 13.May.1962, topotipo (RSA, UC).
 James D. Morefield y Douglas H. McCarty 3297, 30.Mar.1986, topotipo (RSA, UC).
 John C. Roos 6352, 6355 y 6365, 13.May.1955, topotipo (CAS, RSA, UC).
 John & Lucille Roos 6175, 28.Jun.1954, topotipo (CAS, RSA, UC).
 John & Lucille Roos 6467, 21.Jun.1955 (RSA).
 John & Lucille Roos 6320, 10.Abr.1955 (RSA, UC).
 Mary de Decker 1457, 2.Abr.1961, topotipo (RSA).

(MEB), las muestras se trataron previamente con cloroformo por 2–6 horas para remover la cutícula y algunas impurezas.

La micromorfología de la lema se estudió en ejemplares de herbario con ayuda del MEB. Las muestras se tomaron del primero y segundo flósculo de espiguillas maduras y se trataron previamente con cloroformo de 2–4 horas para remover la cutícula. Después de lavar con agua, se montaron en portaobjetos, se llevaron a un baño de aluminio y se tomaron las fotomicrografías con un microscopio Hitachi S-2460N. En algunos casos (Figs. 3, 4A–B) se hizo el baño en oro y se empleo un microscopio JEOL.

Para las descripciones de anatomía se siguió la terminología propuesta por Ellis (1976, 1979) con algunas modificaciones. Las ilustraciones de anatomía foliar, para microscopía óptica, se hicieron con ayuda de una cámara clara. La epidermis abaxial está orientada de tal forma que el eje longitudinal de la lámina aparece en posición horizontal en la ilustración y el ápice hacia la derecha.

RESULTADOS

Swallenia Soderstr. & H. F. Decker, Madroño 17: 88. 1963. Tipo: *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. and H. F. Decker.

Este género es endémico, extremadamente raro e interesante, de afinidades inciertas y adaptado a sobrevivir en sitios secos y arenosos. Se han generado diferentes criterios acerca de su ubicación taxonómica lo que ha hecho difícil el entendimiento de sus afinidades filogenéticas.

Morfología (Fig. 1). Planta perenne, rizomatosa, rizomas robustos. Culmos amacollados, erectos, 10–60 cm de altura (formando colonias o masas

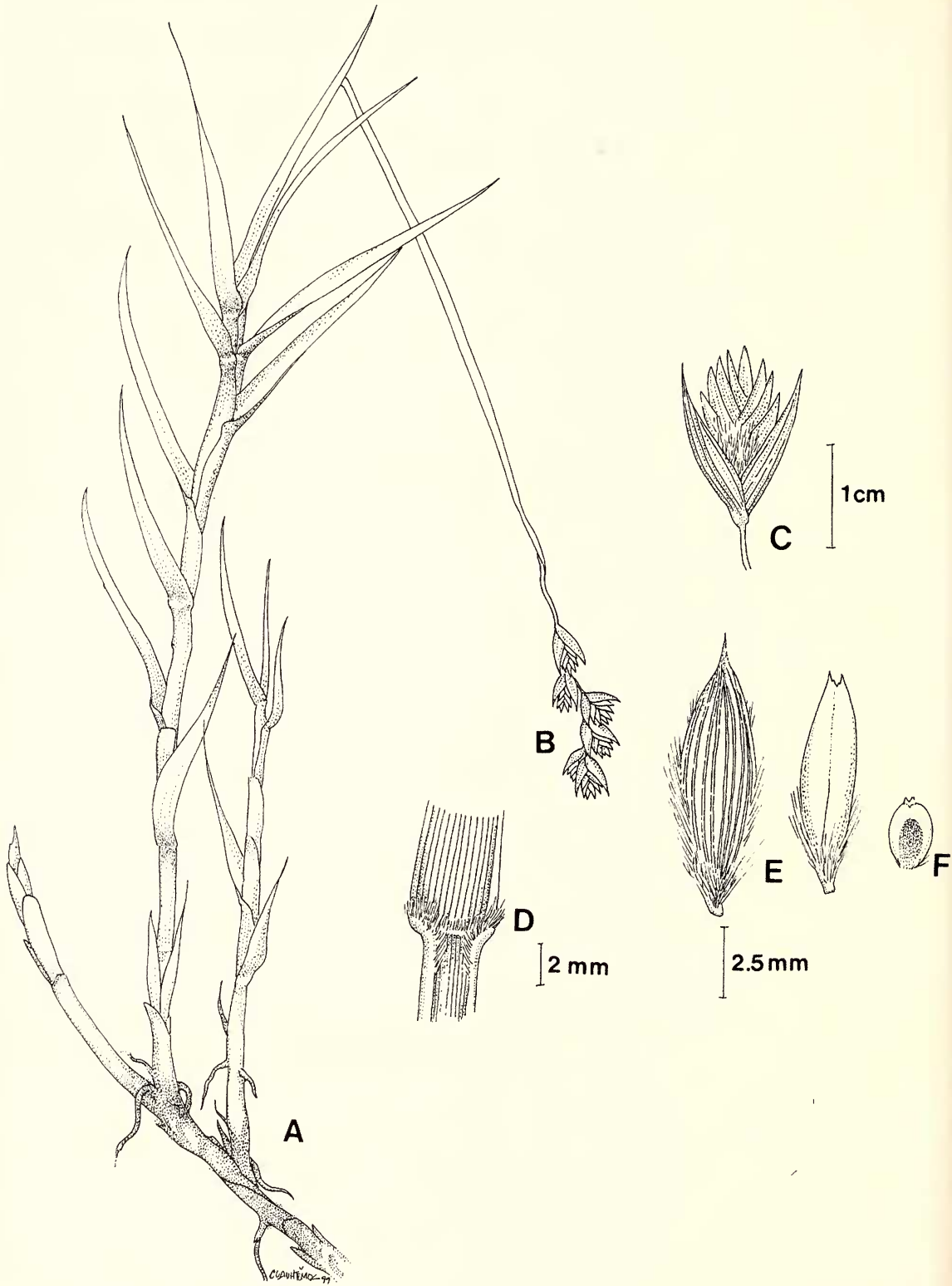


FIG. 1. *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. & H. F. Decker. A. Hábito de la planta. B. Panícula. C. Espiguilla. D. Lígula. E. Flósculo. F. Cariopsis. (Ilustración de Reveal & Reveal 37, UC).

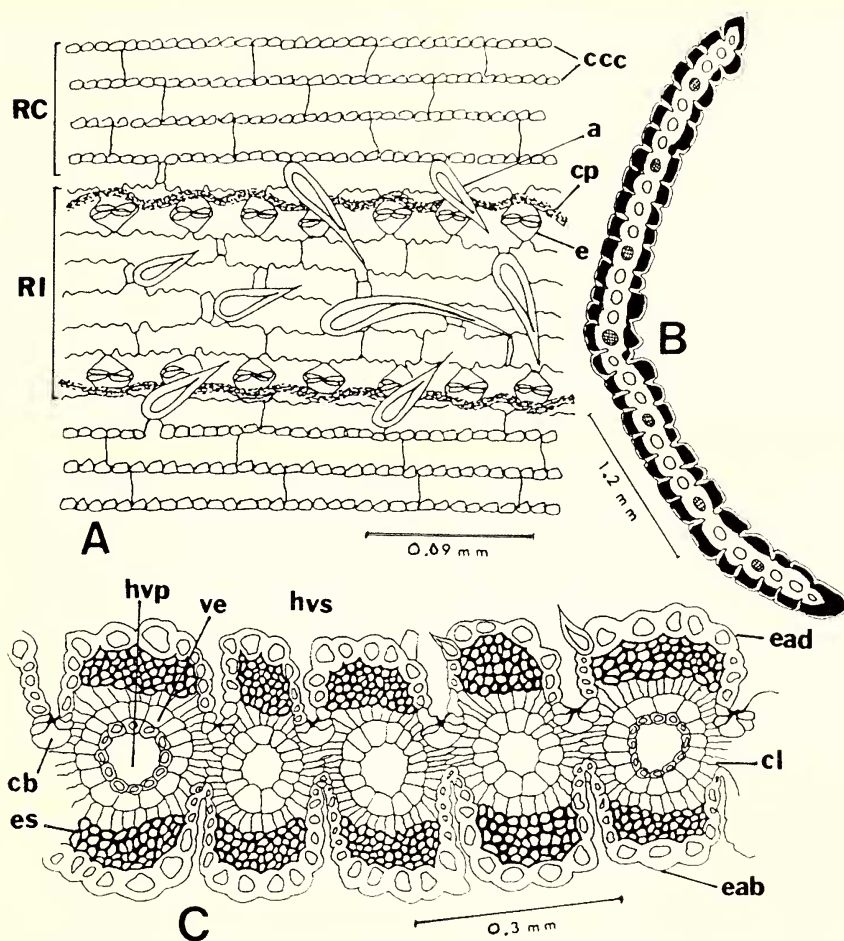


FIG. 2. *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. & H. F. Decker. Lámina foliar vista con microscopio óptico (Ilustración de D. Powell *s/n*, US). A. Epidermis abaxial. B y C. Sección transversal. RC = región costal, RI = región intercostal, a = aguijón, cb = células buliformes, ccc = célula corta costal, cl = clorénquima, cp = célula "papeliforme", e = estoma, eab = epidermis abaxial, ead = epidermis adaxial, es = esclerénquima, hvp = haz vascular primario, hvs = haz vascular secundario, ve = vaina externa del haz.

extensas de hasta dos metros de diámetro), cespitosos, pilosos. Vainas más largas que los entrenudos, márgenes lisos, ciliadas (villosas en la garganta y el collar), las maduras basales fibrosas, perennes (en la base de las plantas), color ocre-amarillentas. Articulación vaina-lámina conspicua. Lígula una línea de pelos, 1.0–1.5 mm de largo. Aurículas ausentes. Lámina foliar linear; plana a convoluta; conspicuamente nervada, nervios 30–40 en la superficie abaxial; pulverulenta; rígida; punzante; ápice atenuado; 3–13 cm de largo; 3–5 mm de ancho. Inflorescencia una panícula contraída; 4–10 cm de largo; 0.5–1.0 cm de ancho; ramas ligeramente adpresas; exerta o parcialmente incluida en las vainas superiores; eje principal escabroso; ramas primarias adpresas al eje principal; pedicelos pilosos, escabrosos. Desarticulación arriba de las glumas, lema y palea caen como una unidad. Callo piloso. Espiguillas (5)10–15(20) mm de largo, casi tan largas como anchas, solitarias, lateralmente comprimidas,

hialinas a verde-amarillentas, ovadas, pedicelos 0.5–1.0 mm de largo. Glumas tan largas como la espiguilla o ligeramente más largas, lisas, glabras, membranosas a coriáceas. Primera gluma 6–7 nervios, 10 mm de largo, ápice acuminado. Segunda gluma, 7–11 nervios, 9–10 mm de largo, ápice acuminado. Raquilla conspicuamente marcada entre los flósculos, entrenudos 0.3–0.5 mm de largo, pubescentes a escabrosos. Flósculos 3–7 por espiguilla. Flósculos estériles presentes, arriba de los flósculos fértiles. Lema entera; 7–8 mm de largo; sin arista; papirácea; densamente pilosa a villosa; 5–7 nervada, nervios conspicuos y pilosos. Pálea pilosa; 5–6 mm de largo; papirácea; 3–4 nervada, nervios conspicuos; márgenes no envolviendo el fruto, ciliados, lisos. Lodículas truncadas. Estambres 3. Anteras 2.0 mm de largo, rojizas a púrpura. Estigmas 2. Cariopsis redondeado a ovoideo elipsoideal, a veces dorsoventralmente comprimido, con las bases de los estilos persistentes. Cariopsis con las bases

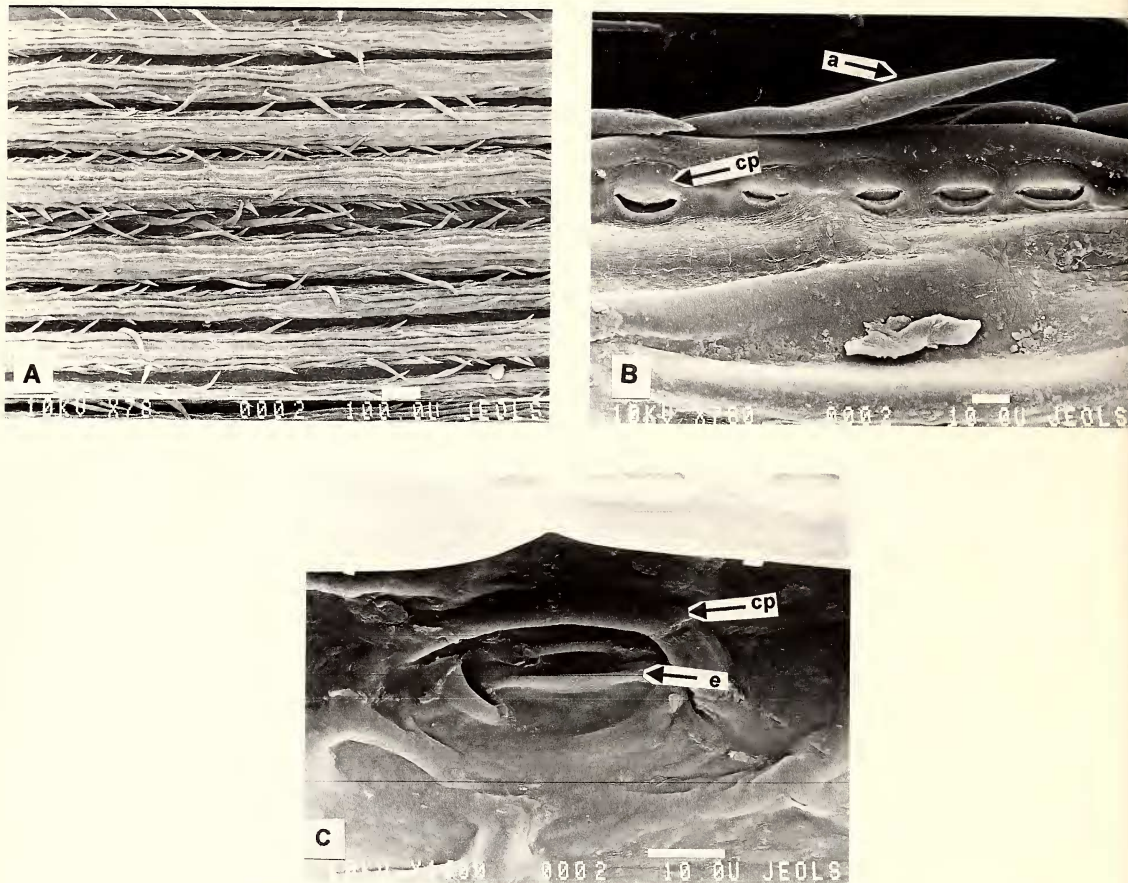


FIG. 3. *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. & H. F. Decker. Lámina foliar vista al microscopio electrónico de barrido (Ilustración de D. Powell *sn*, US). A. Epidermis abaxial. B y C. Epidermis adaxial. a = aguijón, cp = célula papiliforme, e = estoma.

de los estilos relativamente cortos. Número básico de cromosomas $X = 10$, $2n = 20$.

Anatomía

Sección transversal (Figs. 2B, C). Involución de la lámina en forma de "V", muy amplia, nodular. Cara abaxial con surcos profundos y costillas pronunciadas; ápice de las costillas cuadrado, redondeado, o plano. Cara adaxial con surcos profundos y costillas pronunciadas; ápice de las costillas cuadrado, redondeado, o plano. Razón profundidad del surco:grosor de la lámina 0.4–0.5. Haces vasculares 30–32; usualmente haces vasculares primarios y secundarios, a veces dos terciarios alternando con los haces vasculares primarios. Vaina externa del haz completa, redondeada en todos los haces vasculares. Extensión de la vaina externa del haz ausente. Esclerenquima abaxial y adaxial; copioso; el abaxial en grandes hebras frente a los haces vasculares, 10–14 células de ancho y 3–6 células de alto; el adaxial en grandes hebras sobre los haces vasculares, 8–15 células de ancho y 4–8 células de alto; ausente sobre los haces vasculares terciarios cuando

éstos existen. Esclerenquima abaxial intercostal ausente. Clorénquima radial alrededor de los haces vasculares; sus células alargadas y estrechas; continuo entre haces vasculares sucesivos. Células incoloras ausentes. Células buliformes en grupos adaxiales discretos, regulares; célula central ligeramente inflada; 0.05 mm de largo; casi a la mitad del grosor de la lámina o más corta.

Epidermis abaxial (Figs. 2A, 3A) Regiones costal e intercostal bien diferenciadas. Células largas de 20 μm de largo; paredes anticlinales horizontales sinuosas en la región costal y onduladas en la intercostal; paredes periclinales con punteaduras simples abundantes, conspicuas. Estomas abundantes, 15 estomas por campo visual; rómbicos (vistos en superficie), a veces en domo; en 1–2 hileras hacia los márgenes de la región intercostal; usualmente cubiertos por una célula "papiliforme" intercostal, a veces ocultos por agujones costales e intercostales. Células cortas costales en hileras largas (de hasta 15 células), cuadradas a redondeadas. Células cortas intercostales ausentes; cuando presentes entonces solitarias, altas y estrechas, rara vez

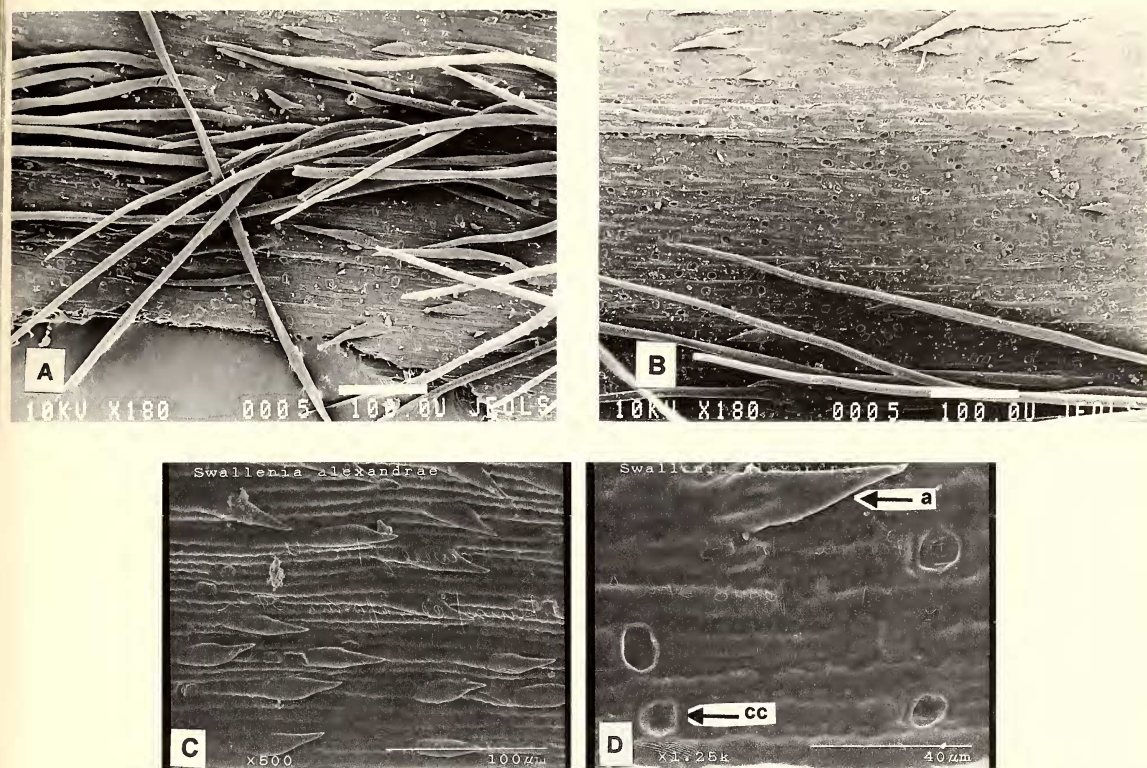


FIG. 4. *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. & H. F. Decker. Micromorfología de lema vista al microscopio electrónico de barrido. A y B. Parte basal (Ilustración de A. Carter 2784, UC). C y D. Parte media (Ilustración de D. Powell s/n, US). a = agujón, cc = célula corta.

cuadradas. Cuerpos de sílice siempre en la región costal y ausentes en la intercostal; redondeados, cuadrados, o en forma de silla de montar; 3.0–4.5 μm de largo. Papilas ausentes. Aguijones abundantes, usualmente intercostales, cubriendo los estomas, a veces costales. Micropelos no vistos. Macropelos ausentes.

Micromorfología de la lema (Fig. 4). Base de la lema pilosa. Regiones costal e intercostal no diferenciadas. Células largas con paredes anticlinales horizontales fuertemente onduladas a sinuosas. Papilas ausentes. Células cortas abundantes, usualmente solitarias, a veces en pares, altas y estrechas, cuadradas o redondeadas. Cuerpos de sílice redondeados a ligeramente cuadrados. Aguijones abundantes. Micropelos no vistos. Macropelos ausentes.

DISTRIBUCIÓN

Norteamérica. Nativa del Nuevo mundo. Sólo se le conoce de los Estados Unidos de América. Crece en las dunas arenosas de Eureka al sureste de California (Fig. 5). Especie endémica del Valle de Eureka, en el Condado de Inyo, en California.

Hábitat

Swallenia alexandrae es una planta xerofítica y se desarrolla en vertientes o laderas bajas de dunas

arenosas, en sitios secos y a una altitud entre los 2900 y 3400 m. Crece en grandes colonias o masas de hasta un metro o más de diámetro y profundamente incrustada en arenas silíceas (Henry 1979). Se le encuentra asociada con *Chaetadelpha wheeleri*, *Cleome sparsifolia*, *Coldenia plicata*, *Dalea polyadenia*, *Dicoria clarkae*, *Ligodesmia juncea*, *Oenothera deltoides* y *Stanleya pinnata* spp. *Inyoensis*, entre otras.

Estatus de Conservación

Esta especie se encuentra en las listas rojas de la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (Walter y Gillett 1998). Se considera en peligro de extinción en los Estados Unidos y especie rara en California (Smith y York 1984; Hickman 1996).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La ubicación de *Swallenia alexandrae*, en la subtribu Monanthochloinae, hasta ahora había sido apoyada con base en su morfología externa. Los estudios anatómicos en este género son escasos. Metcalfé (1960) y Watson y Dallwitz (1992) señalan parcialmente algunas características de la lámina foliar. Esta investigación proporciona información anatómica amplia, adiciona algunos aspectos

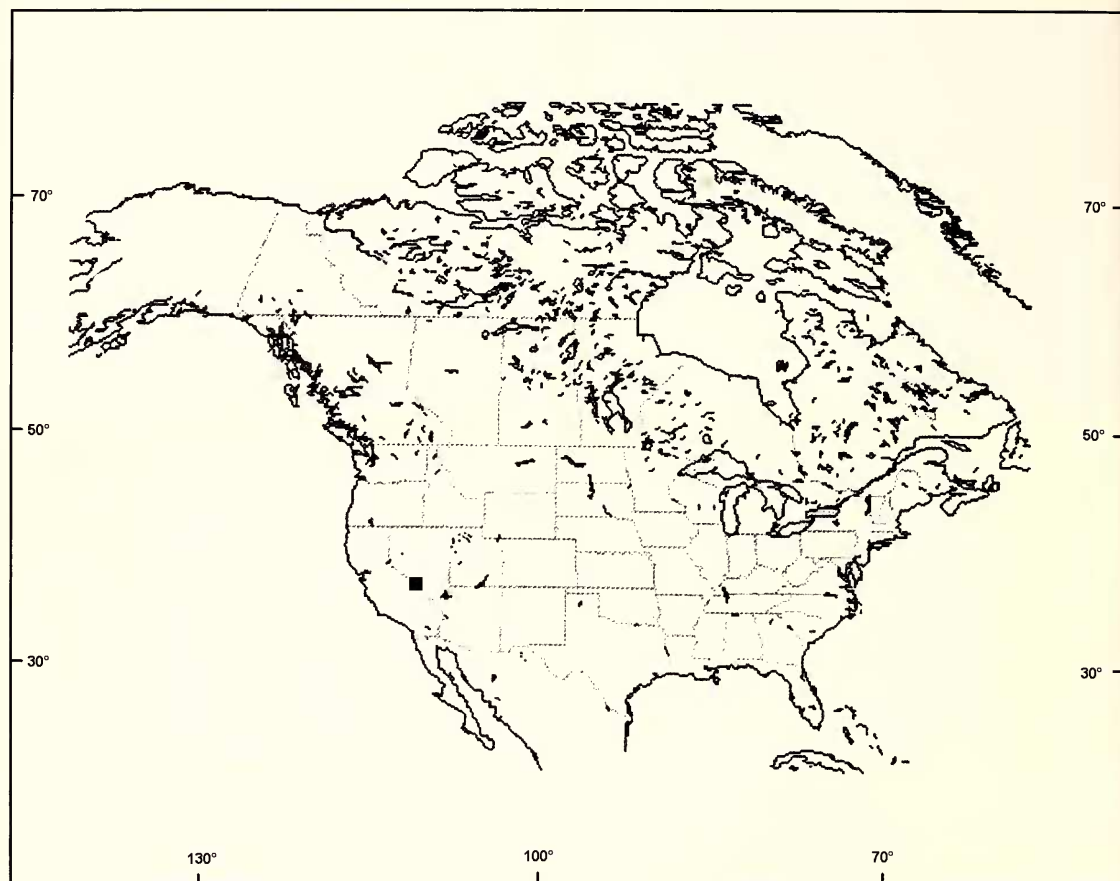


FIG. 5. Mapa de distribución de *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. y H. F. Decker.

de la micromorfología de la lema y detalles importantes que permiten entender mejor sus afinidades.

Swallenia comparte algunos caracteres morfológicos con los otros miembros de la subtribu Monanthochloinae, tales como la lema papirácea y con 5–7 nervios y la lígula definida por una línea de pelos. No obstante, este género se diferencia del resto de los componentes, por poseer cariopsis con las bases de los estilos persistentes y cortos y porque sus flores son perfectas o hermafroditas. Esta observación coincide con la opinión de Peterson et al. (1997).

La información citológica se reduce al conocimiento del número cromosómico. La especie tiene un número cromosómico $X = 10$ (Peterson et al. 1997) o el diploide $2n = 20$ (Hickman 1996). Este número coincide con el de algunos de los géneros restantes de la subtribu.

Las características anatómicas que se manifiestan en la sección transversal de la lámina foliar de *Swallenia alexandrae* evidencian una estructura "cloridoide" según lo propuesto por Brown (1958). Presenta todos los haces vasculares rodeados por una vaina externa parenquimática conspicua, provista de grandes cloroplastos, abundantes y dis-

tintos de los del clorénquima. Los haces vasculares primarios poseen además una vaina interna fibrosa, conspicua, que rodea completamente al xilema y floema. El clorénquima se compone de células de pared delgada y está dispuesto de manera radial alrededor de los haces vasculares. El número máximo de células clorénquimáticas, existentes entre haces vasculares contiguos, es de 2 a 3, considerándose bajo (Hattersley y Watson 1975). Estos caracteres permiten además inferir que, por tener esta estructura anatómica denominada Kranz, *Swallenia* pertenece a las plantas C_4 , es decir, que en su vía fotosintética sigue el ciclo de Hatch y Slack (1966). Esta estructura anatómica Kranz es conocida como tipo PCK y la especie es PEP-ck. Tiene una vaina del haz doble y cloroplastos especializados dispuestos de manera centrífuga, esto es, están hacia la pared celular externa de la célula de la vaina Kranz. Asimismo, es evidente el subtipo anatómico X_2MS+ por la presencia de células (de la vaina interna) entre los elementos del metaxilema y la vaina parenquimática (Kranz), sobre todo en los haces vasculares primarios (Brown 1975, 1977; Ellis 1977; Hattersley y Watson 1976; Watson y Dallwitz 1992).

CUADRO 2. CARACTERES QUE DISTINGUEN AL GÉNERO *SWALLENIA* DEL RESTO DE LA SUBTRIBU MONANTHOCHLOINAE. HV = haces vasculares, VE = vaina externa del haz.

CARACTERES	<i>Swallenia</i>	<i>Jouvea</i>	<i>Distichlis</i>	<i>Allotetris</i>	<i>Aeluropus</i>	<i>Reederchloa</i>	<i>Monanthochloë</i>
MORFOLOGÍA							
Flores	hermafroditas	unisexuales	unisexuales	unisexuales	hermafroditas	unisexuales	unisexuales
Cariopsis con bases de los estilos persistentes	presentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
ANATOMÍA FOLIAR							
Células cortas costales en hilos de 15 células	presentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
Célula papiliforme que cubre el estoma	presente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Papilas intercostales	ausente	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes
Aguijones	abundantes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
Forma de micropelos	ausentes	claviforme	claviforme	claviforme	claviforme	claviforme	claviforme
Lámina vista en sección transversal	nodular	no-nodular	no-nodular	no-nodular	no-nodular	no-nodular	no-nodular
Surcos de la lámina	abaxiales y adaxiales	adaxiales	adaxiales	adaxiales	adaxiales	adaxiales	adaxiales
Esclerénquima	grandes hebras	trabas o hebras	trabas	trabas o hebras	trabas	trabas o hebras	trabas o hebras
Arreglo de las células incoloras	ausentes	en columna	en columna	en columna	en columna	en columna	en columna
Forma de los HV	redonda	ovada	ovada	ovada	ovada	ovada	ovada
Forma de la VE del haz	redonda	ovada	ovada	ovada	ovada	ovada	ovada
clorénquima entre HV continuos	continuo	interrumpido	interrumpido	interrumpido	interrumpido	interrumpido	interrumpido
MICROMORFOLOGÍA DE LEMA							
Aguijones	abundantes	escasos	escasos	escasos	escasos	ausentes	ausentes
Papilas	ausentes	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes
Base	villosa	no-villosa	no-villosa	no-villosa	no-villosa	no-villosa	no-villosa
Cuerpos de sílice	abundantes	frecuentes	abundantes	escasos	frecuentes	escasos	escasos

La lámina foliar es nodular por la presencia de costillas pronunciadas y surcos profundos en ambas superficies (Fig. 2C). La presencia de los surcos profundos y los estomas y agujones (Fig. 3A, B) confinados a dichos surcos, son características que permiten, a la planta, su adaptación al hábitat extremo donde crece. Las grandes hebras de esclerénquima y los surcos profundos confieren a la lámina rigidez y evitan su colapso.

En la epidermis no se observaron micropelos, sin embargo, Watson y Dallwitz (1992) señalan para el género micropelos alargados tipo "cloridoide". Éstos, son claramente bicelulares y las células tienen paredes delgadas lo que los lleva al colapso. Esto último explica su ausencia en las ilustraciones.

Los estomas están cubiertos por agujones o por una célula "papiliforme" intercostal (Figs. 2A, 3A-C). Sus células subsidiarias tienen forma triangular o redonda lo que le confiere al estoma las formas rómbica o en domo respectivamente.

Las células "papiliformes" intercostales, presentes en la epidermis, son únicas en el género *Swallenia*. Estas células están en los márgenes de los surcos y cubren parcial o totalmente los estomas como lo señalan también Watson y Dallwitz (1992). Sin embargo, la epidermis no tiene las papilas típicas ni las cantidades características que se observan en las especies de ambientes secos y salinos (Figs. 2A, 3B-C).

Estas células "papiliformes" intercostales, probablemente funcionan de manera similar y sustituyen a las células buliformes y a aquellas de parénquima incoloro que ocurren en el resto de la subtribu, sin que éstas sean homólogas. Por su posición y estructura, las células "papiliformes" posiblemente sirven como canales para la entrada de luz e intervienen en la apertura y cierre de los surcos cuando la lámina está abierta o cerrada respectivamente. Esto último lleva a la planta a controlar la evapotranspiración.

La micromorfología de la lema (Fig. 4A-C) muestra correlación con las características de la lámina foliar. Además de ser pilosa en la base, posee abundantes agujones y células cortas. También carece de papilas y micropelos, mientras que, en el resto de los géneros de la subtribu Monanthochloinae las papilas están presentes, los agujones son escasos y los cuerpos de sílice están con menor frecuencia o son escasos. Los cuerpos de sílice no muestran un patrón definido como lo establecen Valdés y Hatch (1991) en su estudio de la lema de las Eragrostídeas.

Todos los géneros de la subtribu Monanthochloinae comparten la presencia de surcos profundos en la cara adaxial de la lámina y el esclerénquima adaxial distribuido en hebras. Sin embargo, llama la atención la separación de *Swallenia* por 16 de los 18 caracteres diagnósticos que se muestran en el Cuadro 2 (células cortas costales en hileras de hasta 15 células de largo, células papiliformes cubriendo los estomas, papilas ausentes, agujones

abundantes, micropelos ausentes, lámina nodular, surcos abaxiales y adaxiales, esclerénquima copioso distribuido en grandes hebras, células incoloras ausentes, clorénquima continuo entre haces vasculares sucesivos y por la forma de los haces vasculares y de la vaina externa del haz redonda). Esta observación coincide con la opinión de Renvoize (1983) en el sentido de que *Swallenia* presenta algunas anomalías con respecto al patrón anatómico general de la tribu Eragrostideae.

Las características anatómicas de la lámina foliar y la lema no convalidan los criterios de Clayton y Renvoize (1986) y Peterson et al. (1995, 1997) quienes consideran a *Swallenia* como un género integrante de la subtribu Monanthochloinae. Las observaciones del presente trabajo permiten inferir que las afinidades de *Swallenia* son inciertas, no obstante, es claro que este género no está relacionado con *Distichlis*, *Allolepis*, *Jouvea*, *Monanthochloë*, *Reederochloa* (del Nuevo Mundo) y *Aeluropus* (del Viejo Mundo), que son los géneros que mejor conforman la subtribu. Las características morfológicas, anatómicas y de ultraestructura sugieren que *Swallenia* debe separarse de la subtribu Monanthochloinae.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores de los herbarios CAS, GH, RSA, UC y US por el préstamo de ejemplares. A Sara Fuentes del laboratorio de microscopía electrónica del Instituto de Biología, UNAM y a Jorge Valdés del Colegio de Postgraduados por las facilidades brindadas para el uso del MEB. A Cuahutémoc González de León por la ilustración de la planta. A los revisores anónimos agradecemos su opinión crítica al manuscrito. Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT/29106-N) y un apoyo parcial para su publicación se obtuvo del proyecto FOMES/9623-04.

LITERATURA CITADA

- BROWN, W. V. 1958. Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette* 119:170-178.
- . 1975. Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue. *American Journal Botany* 62(4):395-402.
- . 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 23(3):1-97.
- CLAYTON, W. D. y S. A. RENVOIZE. 1986. Genera graminum: grasses of the world. *Kew Bull. Additional Series XIII*. Her Majesty's Stationery Office, Royal Botanic Garden, Kew. London. 389 pp.
- ELLIS, R. P. 1976. A procedure for standardizing leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12(1):65-109.
- . 1977. Distribution of the Kranz syndrome in the southern african Eragrostideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology. *Agroplante* 9:73-110.
- . 1979. A procedure for standardizing leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12(4):641-671.
- GÓMEZ-SÁNCHEZ, M. 1998. Micromorfología de la lema

- de Monanthochloinae (Poaceae: Chloridoideae: Eragrostideae). Resumen. 7° Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México, D. F. México.
- y S. D. Koch. 1993. Anatomía foliar de *Swallenia alexandrae* (Poaceae: Chloridoideae: Aeluropodeae) y sus relaciones taxonómicas. Resumen. XII Congreso Mexicano de Botánica. Mérida, Yuc. México.
- Gómez-Sánchez, M. y S. D. Koch. 1998. Estudio anatómico comparativo de la lámina foliar de *Eragrostis* (Poaceae: Chloridoideae) de México. *Acta Botanica Mexicana* 43:33–56.
- GOULD, F. W. y R. B. SHAW. 1983. Grass systematics. Second edition. Texas A & M University Press, College Station, Texas. 397 pp.
- HATCH, M. D. y C. B. SLACK. 1966. Photosynthesis by sugar-cane leaves. *Biochemical Journal* 101:103–111.
- HATTERSLEY, P. W. y L. WATSON. 1975. Anatomical parameters for predicting photosynthetic pathways of grass leaves: “the maximum, lateral cell count” and the “maximum cells distant count”. *Phytomorphology* 25(3):325–333.
- , —. 1976. C₄ Grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species. *Australian Journal Botany* 24:297–308.
- HENRY, M. A. 1979. A rare grass on the Eureka Dunes. *Freemontia* 7(2):3–6.
- HICKMAN, J. C. (ed.). 1996. The Jepson Manual. Higher Plants of California. Third edition. University of California Press, Berkeley, California. 1400 pp.
- HOLMGREN, K. P., N. H. HOLMGREN, y L. C. BARNETT. 1990. Index Herbariorum. Part I. The herbaria of the world. Eighth edition. New York Botanical Garden, New York. 693 pp.
- METCALFE, R. C. 1960. Anatomy of Monocotyledons. I. Gramineae. Clarendon Press, Oxford. 731 pp.
- PETERSON, P. M., R. D. WEBSTER, J. VALDÉS-REYNA 1995. Subtribal Classification of the New World Eragrostideae (Poaceae: Chloridoideae). *Sida* 16(3):529–544.
- , —, —. 1997. Genera of New World Eragrostideae (Poaceae: Chloridoideae). *Smithsonian Contribution to Botany* 87:1–50.
- PILGER, R. 1954. System der Gramineae unter Auschluss der Bambusoideae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 76(3):281–384.
- RENVOIZE, S. A. 1983. A Survey of the leaf-blade anatomy in grasses IV. Eragrostideae. *Kew Bulletin* 38(3):469–478.
- SMITH, J. P. JR. y R. YORK. 1984. Inventory of rare and endangered vascular plants of California. Third edition. 178 pp. California Native Plant Society, Special Publication No. 1.
- SODERSTROM, J. R. y H. F. DECKER. 1963. *Swallenia* a new name for the California genus *Ectosperma* (Gramineae). *Madroño* 17(3):88.
- STEBBINS, G. L. y B. CRAMPTON. 1961. A Suggested revision of the grass genera of temperate North America. *In* Recent Advances in Botany (IX Int. Bot. Congress, Montreal, 1959) 1:133–245.
- SWALLEN, J. R. 1950. *Ectosperma*, a new genus of grasses from California. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 40(1):19–21.
- VALDÉS-REYNA, J. y S. L. HATCH. 1991. Lemma Micro-morphology in the Eragrostideae (Poaceae). *Sida* 14(4):531–549.
- WALTER, K. S. y H. J. GILLET (EDS.). 1998. 1997 IUCN red list of threatened plants. Compilado por el World Conservation Monitoring Centre. IUCN—The World Conservation Union, Gland, Switzerland y Cambridge, UK. 862 pp.
- WATSON, L. y M. J. DALLWITZ. 1992. The grass genera of the world. C. A. C. International, Wallingford. 1081 pp.